Die Embryosackentwicklung von Limnanthes Douglasii R. BR.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Philosophischen Fakultät

der

Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

Georg Eysel

aus Marburg (Lahn).

Buch- und Kunstdruckerei Wilh. Postberg, Bottrop i.W.

1937

Als Dissertation angenommen am 6. 11. 1936.

Berichterstatter: Professor Dr. Claussen.

Tag der mündlichen Prüfung: 11. 11. 1936.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Einleitung.

Die Embryosackentwicklung von Limnanthes Douglasii R. Br. wurde bereits von HELGE STENAR in einer im Jahre 1925 erschienenen Arbeit mit dem Titel: „Embryologische und zytologische Studien über Limnanthes Douglasii R. Br." (1925, 133—152) dargestellt. Von den älteren Autoren geben SCHLEIDEN (1839, 56) und HOFMEISTER (1858, 94) einige Hinweise auf die Embryosackentwicklung dieser Art. GUIGNARD (1839, 307) bringt eine kurze Mitteilung über die Endospermentwicklung. Die Morphologie der Limnanthes-Blüte ist mehrfach behandelt worden. Ich erwähne in dieser Beziehung nur die zahlreichen Abbildungen, die BAILLON (1874, 20—22) und PAYER (1857, 51—53) geliefert haben. In der sonstigen Literatur, die sich mit Limnanthes befaßt, steht die Frage nach der systematischen Zugehörigkeit der Pflanze im Mittelpunkt der Ausführungen. Wie schwierig es ist, in diesem Punkte eine einigermaßen begründete Entscheidung zu treffen, kann bei STENAR nachgelesen werden. STENAR schließt seine umfassenden Erörterungen über die systematische Eingliederung der Limnanthaceae wie folgt: „Anstatt zu einer Klarlegung der systematischen Stellung der Limnanthazeen beizutragen, hat meine Untersuchung ihre Stellung im System wenn möglich noch unsicherer als vorher gemacht. Vom embryologischen Standpunkt bestehen ebensowenig Hindernisse, die Familie in die Sapindales-Reihe wie in die Gruinales-Reihe oder in die Sympetalen einzuordnen. Die Familie vereinigt in interessanter Weise mehr primitive Merkmale, wie z. B. die freiblättrige Krone und das nukleäre Endosperm mit mehr spezialisierten, wie z. B. die sympetalähnliche Samenanlage und die Embryosackentwicklung, die dem Lilium-Typus folgt." (1925, 150). Leider bin ich auf Grund meiner eigenen Untersuchungen auch nicht in der Lage,

hinsichtlich der Systematik einen gesicherten Vorschlag zu machen. Ich habe daher auf eine Behandlung dieses zweifellos interessanten, aber zunächst noch nicht lösbaren Problems verzichtet. Auch habe ich die Schilderung der Embryosackentwicklung möglichst knapp gehalten, um unnötige Wiederholungen der bereits von STENAR hervorgehobenen Tatsachen zu vermeiden. Auf die Entwicklung der Staubblätter bin ich nicht eingegangen, da meine Beobachtungen über sie mit denen STENARS vollkommen übereinstimmen.

Technisches.

Die zu meinen Untersuchungen verwendeten Pflanzen von Limnanthes Douglasii R. Br. züchtete ich aus Samenmaterial, das mir von den Botanischen Gärten der Universitäten Marburg (Lahn), Bonn und Edingburgh zur Verfügung gestellt wurde. Bei reichlicher Bewässerung gediehen die Pflanzen gut und zeigten starken Blütenansatz. Die Aussaat richtete ich so ein, daß ich von Mitte Mai bis Ende Juli jederzeit Knospen, Blüten oder Früchte in beliebiger Menge fixieren konnte. Im August eingelegtes Material erwies sich schon größtenteils als unbrauchbar, da die Embryosackentwicklung meist in den ersten Stadien zum Stillstand gekommen war. Während des Winters erzielte ich bei solchen Pflanzen, die ich in größeren Blumentöpfen zog, trotz verschiedenartiger Bemühungen nur üppiges vegetatives Wachstum. Pflanzte ich jedoch diese Exemplare im April in ein Mistbeet um, so wurden bald Blütenknospen gebildet.

Ich sammelte alle Entwicklungsstufen von der kleinsten Knospe bis zur reifen Frucht und fixierte sofort. Auch habe ich zu allen Tageszeiten und unter den verschiedensten Witterungsverhältnissen Material eingesetzt, um etwa feststellen zu können, ob die Teilungen im Embryosack an besondere Umweltbedingungen geknüpft seien. Leider erhielt ich nur relativ wenig Objekte mit Kernteilungsfiguren. Es mag somit zufällig sein, daß diese Präparate fast durchweg zwei Serien entstammen, die an zwei recht sonnigen Tagen in der Zeit zwischen 11 und 13 Uhr eingelegt worden waren. Um ein rasches Eindringen der Fixierungsflüssigkeit zu ermöglichen, stach ich die kleineren Knospen mit einer Nadel vorsichtig an und schnitt bei älteren die durch Kelch und Krone gebildete Spitze ab. Aus bereits geöffneten Blüten entnahm ich nur den Fruchtknoten. Aeltere Früchte schnitt ich mit dem Rasiermesser an. Außerdem saugte ich mit einer Wasser-

strahlpumpe jedesmal solange Luft ab, bis die Objekte in der Flüssigkeit untergesunken waren. Die besten Ergebnisse erzielte ich mit dem Fixierungsgemisch nach CARNOY (3 Raumteile absoluter Alkohol + 1 Raumteil Eisessig). Auch JUEL'sche Flüssigkeit war brauchbar, während FLEMMING's Chromsäure-Eisessiggemisch nicht genügend schnell eindrang, um gleichmäßige Fixierung zu gewährleisten. Nach ungefähr 24stündigem Aufenthalt im Fixierungsmittel wurden die Pflanzenteile in der üblichen Weise über Alkohol und Alkohol-Xylol-Stufen in Xylol-Paraffin gebracht. Das Xylol durfte ich nur ganz allmählich mit Paraffin versetzen, weil sonst Schrumpfungen eintraten. Junge Knospen ließen sich bereits nach 14tägigem Verweilen im Thermostaten gut schneiden, während die reifen Früchte erst nach mehr als einem halben Jahr von reinem Paraffin völlig durchtränkt waren. Die Dicke der Mikrotomschnitte betrug zumeist 10 µ. Zur besseren Orientierung im Paraffinblock wurden die kleineren Objekte nach ihrer Fixierung mit Eosin angefärbt, das aus den aufgeklebten und von Paraffin befreiten Schnitten durch Salzsäure-Alkohol wieder entfernt wurde. Die Färbung erfolgte mit Hämatoxylin-Eisenalaun nach HEIDENHAIN, zur Gegenfärbung diente Eosin-Nelkenöl.

Zur mikroskopischen Untersuchung verfügte ich über ein Zeiß-Mikroskop mit den Okularen 7 und 10, den Objektiven A und D sowie der homogenen Oelimmersion 1/12. Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates nach Abbe aufgenommen. Für die Skizzierung von Keimungsstadien leistete mir ein Zeichenapparat nach Günther-Metz von der Firma Leitz gute Dienste, während ich zur Darstellung von Aufsichten auf Fruchtknoten und Staubblätter ein Zeiß-Binokular benutzte. Die räumlichen Ansichten (Fig. 1a und 1b) wurden durch Zusammensetzen aufeinanderfolgender Schnittbilder gewonnen.

Am Ende meiner Arbeit findet sich eine Uebersicht über sämtliche Präparate, auf die sich meine Behauptungen stützen. Eine solche zahlenmäßige Darstellung schien mir vor der sonst üblichen Zusammenfassung der gewonnenen Ergebnisse den Vor-

zug zu verdienen, da sie in einfachster Form außer dem normalen Entwicklungsgang auch die Häufigkeit der Abweichungen erkennen läßt und für etwaige Nachuntersuchungen gute Vergleichsmöglichkeiten bietet.

Untersuchungsergebnisse.

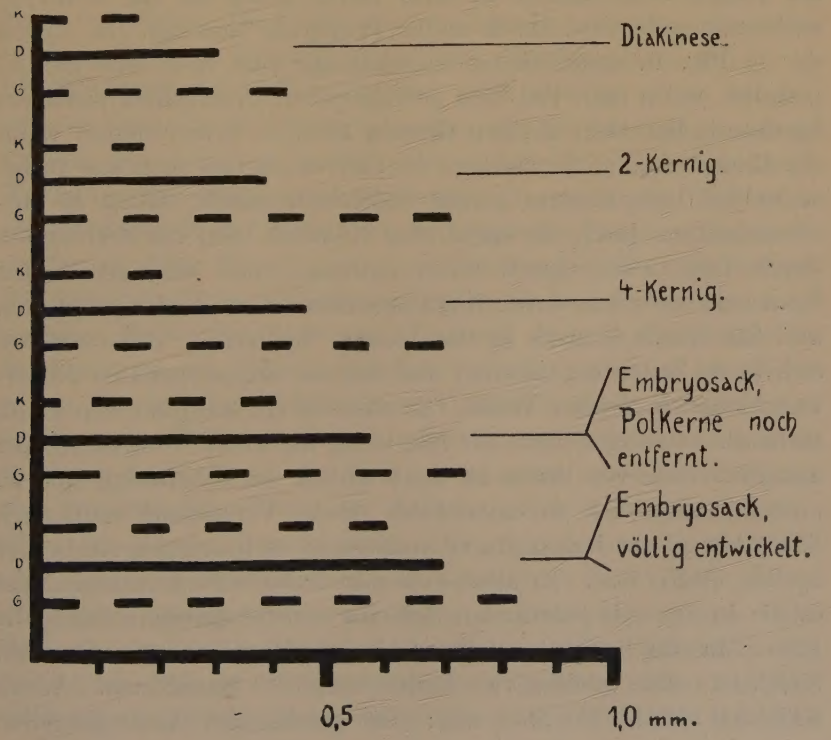
A) Zur Entwicklung des Fruchtblattes.

In Blütenknospen von knapp einem Millimeter Länge wird die erste Anlage des Gynäzeums in Form eines Ringwulstes sichtbar. An fünf, den Kelchblättern gegenüberliegenden Stellen dieses anfangs gleichförmigen Walles setzt bald stärkeres Wachstum ein. Es entstehen so fünf Höcker, die sich sowohl nach oben als auch in Richtung auf die Blütenmitte zu vergrößern. Jedes dieser Gebilde weist auf seiner Innenseite eine rinnenförmige und senkrecht verlaufende Einbuchtung auf, die zunächst nach oben offen ist, etwas später aber durch entsprechendes Wachstum der Wandungen überdacht wird und sich zu einer rundlichen Höhle erweitert. Besondere Beachtung verdient das Verhalten des Höhlendaches. Letzteres läßt einen nach der Mitte der Knospe zu gerichteten Fortsatz erkennen, die jüngste Anlage des einem jeden Fruchtblatthöcker zukommenden Griffelastes. Fig. 1a zeigt ein Gynäzeum der geschilderten Entwicklungsstufe im medianen Längsschnitt. Auf der rechten Hälfte des Bildes ist zu sehen, wie sich vom Blütenboden aus die junge Samenanlage in die Fruchtblatthöhlung hineinschiebt. Fig. 1b bringt in gleicher Darstellung ein etwas älteres Stadium. Inzwischen sind die Griffeläste „gynobasisch" geworden. Dieser Zustand wird dadurch erreicht, daß die oben erwähnten Griffelanlagen anfangs ziemlich horizontal und aufeinanderzu wachsen, ohne jedoch mit ihren Spitzen zusammenzutreffen. Diese nehmen vielmehr eine zunehmend steilere Wuchsrichtung an, während die Partie kurz unterhalb der Spitze sich verdickt und nach dem Blütenboden zu konvex krümmt. Der gekrümmte Teil kommt schließlich in Berührung mit den entsprechenden Abschnitten der benachbarten Griffeläste sowie mit dem Blütenboden. Erst dann findet Verwachsung statt. Dadurch

entsteht ein einheitlicher Griffel in Form einer Röhre, die am oberen Ende in fünf nicht miteinander verwachsene Teile, die fünf Narbenschenkel, ausläuft.

Die Samenanlagen in Fig. 1b haben bereits begonnen, sich nach außen umzubiegen. Das Schnittbild zeigt am rechten Rand der Samenanlage einen kleinen Höcker. Er beherbergt die Archesporzellen. Das Integumentgewebe hebt sich am Fuße dieses Höckers in Form eines Ringwalles ab. Ein der Gestalt nach für alle späteren Entwicklungsstufen charakteristisches Bild gibt Fig. 1c wieder. Die Samenanlage ist demnach anatrop, apotrop und aufsteigend. Daß nur ein Integument ausgebildet wird, wurde

Länge der Samenanlage in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung. (K = Kleinster, D = durchschnittlicher, G = größter Wert.)



schon von HOFMEISTER (1858, 94) festgestellt. Die Anordnung der Gefäßbündel (in Fig. 1c punktiert) ist von STENAR (1925, 142 Fig. 4d) untersucht worden. Durch den Funikulus tritt ein stärkeres Gefäßbündel ein und verzweigt sich in mehrere schmälere Aeste, die dicht unter der äußeren Epidermis der Samenanlage verlaufen. Weitere Einzelheiten über die eigentliche Morphologie des Gynäzeums finden sich bei BAILLON (1874, 20—22), GUIGNARD (1893, 307) und PAYER (1857, 50—53). Die relativen Längen der Samenanlagen in den verschiedenen Zeiten ihrer Entwicklung zeigt vorstehende graphische Darstellung.

B) Die normale Embryosackentwicklung.

Die von STENAR (1925, 134—135) gegebene Beschreibung der jungen Samenanlage in ihrer Entwicklung bis zur Embryosackmutterzelle wird durch meine Präparate bestätigt. Die Zellen der in Fig. 1a abgebildeten Samenanlage sind noch alle gleichgestaltet, wenn man von dem gewöhnlichen Unterschied zwischen Epidermis und dem übrigen Gewebe absieht. Etwas später, wenn die Umkrümmung der Anlage deutlich wird und sich der Ringwulst des Integumentes gerade bemerkbar macht, fallen in Medianschnitten durch die Spitze des Nuzellus zwei bis drei Zellen durch ihre Größe, durch ihren umfangreichen chromatinarmen Kern und vor allem durch ihren spärlichen Gehalt an Cytoplasma auf. Sie wachsen stark in die Länge. Späterhin differenzieren sich auch Zellen der zweiten und dritten subepidermalen Nuzellusschichte in gleicher Weise. So entsteht ein Komplex von kaum mehr als zwanzig Zellen, der fast völlig die kleine Nuzelluskuppel ausfüllt. Jede von ihnen ist ihrer Anlage nach befähigt, sich zu einem Embryosack zu entwickeln. Diese Vermutung muß auch STENAR gehabt haben, da er von einem mehrzelligen Archespor spricht (1925, 135). In allen von mir beobachteten Anlagen war es die in der subepidermalen Schichte zentral gelegene Zelle, die immer in die Reduktionsteilung eintrat. Man kann sie also mit STENAR als „definitive Archesporzelle“ bezeichnen. Wenn STENAR (1925, 135) aber sagt: „Die potentiellen Archesporzellen

erreichen niemals die für eine heterotypische Teilung charakteristischen Prophasenstadien", so ist das ein Irrtum. Ich habe mehrmals feststellen können, daß außer der „definitiven" Archesporzelle auch eine „potentielle", die der „definitiven" entweder benachbart war oder tiefer im Nuzellusgewebe lag, sich zu einem zweiten Embryosack umbildete. Die Samenanlage von Limnanthes Douglasii ist also tenuinuzellat und enthält mehrere Archesporzellen, von denen sich normalerweise nur eine subepidermale weiterentwickelt.

Fig. 1d zeigt die Embryosackmutterzelle. Der Kern befindet sich im Synapsisstadium. Die Synapsis hält recht lange an. Während in Fig. 1d die Integumentanlage den Nuzellus noch nicht überwallt hat, ist zur Zeit der Diakinese des Embryosackmutterkernes das Integument völlig entwickelt und zeigt ungefähr die Form von Fig. 1c. Die Embryosackmutterzelle vergrößert sich während der Synapsis dauernd und streckt sich dabei besonders in der Längsrichtung. Diese Vergrößerung geht teilweise schon auf Kosten der benachbarten Archesporzellen, die zur Seite oder nach der Chalaza zu verdrängt werden. Wahrscheinlich wird bei diesem Wachstum der Embryosackmutterzelle ihre nach der Chalaza zu abschließende Wand allmählich verändert. In jüngeren Synapsisstadien ist diese Wand immer gut sichtbar. Bereits während der Diakinese macht es oft Schwierigkeiten, sie mit Sicherheit zu erkennen. Es hat den Anschein, als werde sie nach der Chalaza zu durchgebogen, so daß sie uhrglasartig wird, etwa in der Weise wie es Fig. 1e zeigt. Allein dieser Umstand würde die erschwerte Sichtbarkeit erklären. Doch muß ich auch annehmen, daß oft schon zu der Zeit, wo die Embryosackanlage noch einkernig ist, jene grundständige Wand der Auflösung durch Enzyme anheimfällt. In späteren Entwicklungsstadien degenerieren ja nach und nach sämtliche Nuzelluszellen und damit auch ihre Wände. Fig. 1f stellt einen Diakinesekern bei stärkerer Vergrößerung dar. STENAR gibt bereits als Zahl der Chromosomen fünf an (1925, 138). Die letzten Phasen der heterotypischen Teilung laufen anscheinend sehr rasch ab. Trotz langer Bemühungen konnte ich doch

nur ein Schnittbild der Metaphase und zwei von der Anaphase erhalten. Die Telophase habe ich nie zu Gesicht bekommen. Die erwähnten Teilungsstadien sind ziemlich unklar und vielleicht in ihrer Struktur durch die Fixierung beeinflußt. Auf eine bildliche Darstellung habe ich verzichtet. STENAR bildet (1925, Fig. 3c) die „Heterotypische Teilung kurz vor der Metaphase" ab. Das Bild ist meines Erachtens zu undeutlich, um Schlüsse auf den Teilungsmodus selbst zuzulassen. Leider kann aus der Arbeit auch nicht entnommen werden, ob der Autor solche Stadien wie die gezeichnete „Metaphase" in größerer Zahl beobachtet hat. Daher mag die aus STENAR's Bild ersichtliche kleinere Chromosomengruppe, die von der Hauptgruppe ein wenig abgesondert liegt, eine Ausnahmeerscheinung oder nur ein Kunstprodukt sein. In einem meiner beiden Anaphasepräparate liegt etwas Chromosomensubstanz von der eigentlichen Spindelfigur entfernt. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß die heterotypische Teilung unregelmäßig verlaufen kann. Diese Annahme ließe sich begründen durch merkwürdige Erscheinungen, die sich beim Studium des zweikernigen Embryosackes bieten.

Embryosäcke nach vollendeter heterotypischer Teilung habe ich in Fig. 2a—c abgebildet. Während in Fig. 2a das Nuzellusgewebe und seine Epidermis noch den Eindruck normaler Zellen machen, ist oft schon eine Degeneration der an den Embryosack angrenzenden Schichten eingetreten. Das Protoplasma des Embryosackes ist sehr spärlich vorhanden und immer stark vakuolisiert; manchmal erscheinen die beiden Kerne durch eine große Vakuole voneinander getrennt, wie aus Fig. 3d bei STENAR (1925) zu ersehen ist. Der mikropylar gelegene Kern des Dyadenstadiums erschien in 111 von mir genauer untersuchten Längs- und Querschnitten bei 93 Präparaten umfangreicher als sein chalazaler Schwesterkern. Diese Größendifferenz kann auch in der STENAR'schen Zeichnung (1925, Fig. 3d) festgestellt werden. Vermutlich hat jedoch der Autor dieser Erscheinung keinen Wert beigemessen, da sich im Text keinerlei Hinweis findet. Am häufigsten gleicht das Bild des zweikernigen Embryosackes der Fi-

gur 2b. Außer den eigentlichen, in ihrer Größe verschiedenen Dyadenkernen erscheint am chalazalen Grunde ein kleiner Körper (x), zumeist in Form und Färbung einem isolierten Nukleolus vergleichbar. Die Herkunft dieses Gebildes ließ sich nicht völlig klären. Die Deutung, daß es sich um den Nukleolus des Embryosackmutterkernes handele, der etwa bei der heterotypischen Teilung erhalten geblieben wäre, muß ausscheiden. Man wäre sonst zu der Annahme gezwungen, daß dieser „Nukleolus" sich entgegen der Schwerkraft bewegt hätte oder daß er spezifisch leichter sei als alle übrigen Inhaltsbestandteile des Embryosackes, da er immer an dem chalazalen, also physikalisch oberen Ende des Sackes zu finden ist. Ein weiteres Hindernis für eine solche Erklärung bietet der Umstand, daß bisweilen der eigentliche Embryosack durch eine Wand von dem betreffenden Körper abgetrennt ist. Vielmehr ist anzunehmen, daß dieser „Nukleolus" nichts anderes ist als ein degenerierender Kern. Manchmal kann man tatsächlich sehen, daß der Körper noch ein wenig größer ist als ein gewöhnlicher Nukleolus und Strukturen erkennen läßt, die als Chromatinnetz gedeutet werden können. Ein ähnliches Beispiel bietet Fig. 2a. Ein derartiger Kern könnte sich nun entweder bei der heterotypischen Teilung gebildet haben, oder er müßte der dem eigentlichen Embryosack chalazal benachbarten Zelle entstammen. Daß der erste Fall bei manchen Pflanzen eintreten kann, wird in der neueren Literatur durch die Beobachtungen von PODDUBNAJA-ARNOLDI bei Scorzonera tausaghys belegt (1935, 321—323). Eine Deutung dieser Art wird aber bisher bei Limnanthes Douglasii durch die gelegentliche Beobachtung der schon erwähnten Trennungswand erschwert. Eine Entscheidung in dieser Frage kann erst ein möglichst reichhaltiges und vor allem lückenloses Material sämtlicher Phasen der heterotypischen Teilung herbeiführen. Vorläufig muß ich mich mit der Annahme begnügen, daß der betreffende Kern oder Kernrest zu der chalazalen Nuzelluszelle gehört. Es kann auch nicht weiter verwunderlich sein, wenn in der überwiegenden Mehrzahl meiner Zweikernstadien eine Trennungswand gegen

die anstoßende Nuzelluszelle nicht sichtbar wird oder aber auf Grund gewisser Erscheinungen, wie z. B. in Fig. 2b durch Häufung des Cytoplasmas am chalazalen Ende des Embryosackes, nur vermutet werden kann. Wie ich schon bei Besprechung der Diakinese erwähnte, ist ja diese Wand oft bogig ausgespannt und erscheint gegenüber den anderen Wandungen des Embryosackes verdünnt, so daß mit frühzeitiger Auflösung gerechnet werden muß. Nach dem Gesagten glaube ich, auch Fig. 2c hier eingliedern zu müssen. STENAR gibt unter Fig. 4b ein gleichartiges Bild und schreibt dazu: „In einigen Fällen beobachtete ich dreikernige Embryosäcke." „. . . ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß ein sechskerniger Embryosack entstehen kann." „Bei Limnanthes Douglasii muß sich offenbar der dreikernige Embryosack dadurch gebildet haben, daß im zweikernigen Embryosack nur einer der Kerne sich geteilt hat." (1925, 139). Diese „dreikernigen" Embryosäcke könnten so, wie STENAR meint, entstanden sein, zumal ich feststellen konnte, daß im späteren Entwicklungsgang die Kernteilungsvorgänge in der Chalazahälfte des Embryosackes gehemmt sein können. Sollte aber der dritte Kern nicht doch der chalazalen Archesporzelle angehören? Jedenfalls spricht in meinem Präparat die Größe des Embryosackes und des ganzen Karpells dafür, daß ein Zweikernstadium vorliegt.

Als Resultat der homotypischen Teilung ergibt sich der vierkernige Embryosack. An Teilungsfiguren habe ich lediglich einige Endstadien der Telophase erhalten. Diese Präparate machen es sehr wahrscheinlich, daß während dieser Teilung keine Zellplatten angelegt werden. Ich habe vom vierkernigen Embryosack mehrere Abbildungen gebracht, um auf die starken Unterschiede in der Kerngröße hinzuweisen. Mit einer einzigen Ausnahme fand ich in 27 genauer untersuchten Fällen, daß die beiden mikropylaren Kerne die zwei chalazal gelegenen in der Größe übertreffen. Man kann also auch hier wie im Dyadenstadium eine Bevorzugung des mikropylaren Teiles wenigstens hinsichtlich der Kerngröße feststellen. Um einigermaßen vergleichbare Werte über die Kerngröße zu erhalten, nahm ich sämtliche Zwei- und Vierkernstadien

mit dem Zeichenapparat bei 980facher Vergrößerung auf, ermittelte dann in den Zeichnungen für jeden Kern den größten Längsdurchmesser und den zu diesem senkrecht verlaufenden größten Querdurchmesser und addierte jeweils beide Werte. Dieses einfache Verfahren gibt natürlich keinen Aufschluß über die absoluten Kernvolumina, veranschaulicht aber gut die relativen Größenverhältnisse. Auf diese Weise fand ich, immer von mikropylar nach chalazal zu aufgezählt, durchschnittlich folgende Einheiten: 16,0 13,4 5,5 (für x) beim zweikernigen Embryosack; 20,0 18,5 15,8 10,6 beim vierkernigen Embryosack. In Fig. 2e gleicht der unterste Kern ganz dem x-Körper eines zweikernigen Embryosackes. Und genau wie letzterer in der weiteren Entwicklung vollends verschwindet, muß ich annehmen, daß ein so dürftig ausgebildeter vierter Tetradenkern der Rückbildung anheimfällt, ohne noch zu einer Teilung befähigt zu sein. Dagegen sind alle vier Kerne der in Fig. 2g abgebildeten Anlage besonders kräftig entwickelt. Die chalazalen Kerne scheinen nahezu gleich groß zu sein. Nur zwei meiner Präparate boten ein derartiges Bild. Man darf vermuten, daß solche Anlagen in der Lage gewesen wären, einen vollständigen Embryosack mit normal gebauten Antipoden zu liefern.

Der nächste Teilungsschritt führt zur Bildung des reifen Embryosackes. Vom Nuzellusgewebe sind jetzt kaum noch Spuren zu entdecken. Der Raum des Embryosackes wird auf Kosten der Integumentzellen sowohl in Längs- wie auch in Querrichtung immer mehr erweitert und nimmt bis zur fertigen Differenzierung der einzelnen Bestandteile noch gewaltig zu. Ich bespreche zunächst den mikropylaren Teil der fertigen Anlage und seine Entstehung. Aus den Figuren 3a—c geht einwandfrei hervor, daß bei der Teilung der beiden mikropylaren Kerne des Tetradenstadiums der obere Kern die Synergiden und der untere Kern den Eikern und den oberen Polkern liefern muß. Die Teilungsspindeln liegen mehr oder minder senkrecht zueinander. In dem Augenblick, wo die neugebildeten Kerne gegen das Cytoplasma abgegrenzt erscheinen (Fig. 3b), können auch Zellplatten beobachtet werden.

Wenn man dem in Fig. $3c_1$ und c_2 dargestellten Präparat allgemeine Gültigkeit beimessen will, wird man folgern dürfen, daß jedenfalls die Grenzwand zwischen den beiden Synergiden früher fertiggestellt sei als zwischen Eizelle und Polkern. Es hat weiterhin den Anschein, als beteiligten sich bei der Wandbildung auch zwischen Synergidenkernen und Polkern ausgespannte Faserbündel. Die weitere Entwicklung des mikropylaren Embryosackteils steht für alle Bestandteile, besonders für die Synergiden, im Zeichen starker Größenzunahme und führt zum Reifezustand, wie er schon von STENAR abgebildet und beschrieben wurde (1925, 140, Fig. 5c).

Die ausgewachsenen Synergiden machen einen absonderlichen Eindruck, und vermutlich wegen ihrer charakteristischen Form wurde auch die STENAR'sche Abbildung von SCHNARF in seine „Embryologie der Angiospermen" übernommen (1929, Abb. 15,5). STENAR (1925, 141) schreibt dazu: „Gleich nach ihrer Bildung sind die Synergiden recht große Zellen mit mäßig dichtem Protoplasma ohne Vakuolen (Fig. $4a_1$)." In Stadien, die vielleicht etwas älter sein dürften als der von STENAR abgebildete Embryosack, konnte ich jedoch mehrfach das Auftreten einer Vakuole beobachten (Fig. 3e). In diesem Alter ähneln die Synergiden von Limnanthes Douglasii den bekannten Typen bei anderen Pflanzen. Das Studium etwas größerer Synergiden macht es wahrscheinlich, daß die erwähnte basale Vakuole erst allmählich durch die Vermehrung des Cytoplasmus in eine Reihe kleinerer Vakuolen aufgeteilt wird, um schließlich mit ihrem Inhalt die kleinen Lücken des wabigen Plasmanetzes auszufüllen. Auch konnte ich wie STENAR einige Male beobachten, daß in dem riesigen Synergidenkern „der Nukleolus und die chromatische Substanz zu einer großen farbespeichernden Masse zusammenklumpt" (1925, 141). Ich bin jedoch geneigt, dies Verhalten auf schlechtere Fixierung zurückzuführen, da in anderen, besser präparierten Anlagen das Chromatin eine zwar engmaschige, aber doch deutliche Netzstruktur aufwies und von dem kugeligen Nukleolus ringsum durch einen hellen Hof getrennt war.

Weniger umfangreich und mit zarterem Cytoplasma versehen ist die Eizelle. Ihre Vakuole zeigt keine konstante Lage. Sie kann auch neben oder über dem Kern auftreten. Der Eikern „kleiner als der Kern der Synergiden wie auch als die Polkerne" (1925, 141), prägt von allen Embryosackkernen die Kugelgestalt am idealsten aus. Auch tritt sein Chromatin an Masse stark hinter dem der anderen Kerne zurück und bildet ein zartes Netz. Die Eizelle ist meist tiefer befestigt als die Synergiden.

Der obere Polkern bleibt, von wenig Cytoplasma umgeben, ungefähr am Ort seiner Bildung liegen und nimmt an Größe stärker zu als der Eikern, ohne jedoch den Umfang der Synergidenkerne zu erreichen. Einmal sah ich ihn im chalazalen Teile des Embryosackes, nahe dem unteren Polkern, liegen. Wenn die Differenzierung des Eiapparates vollendet ist, hat sich auch der untere Polkern an den oberen angelagert. Der chalazale Polkern ist dann in dem wandständigen Cytoplasma des Embryosackes nach oben gewandert. Die Verschmelzung der Polkerne konnte ich nicht beobachten. Sie liegen in älteren Stadien immer dicht aneinander geschmiegt, an der Berührungsfläche wohl auch etwas gegeneinander abgeplattet, doch kann man in allen Fällen eine Grenzlinie noch deutlich wahrnehmen. Der Umriß der beiden Kerne ist dann ziemlich unregelmäßig. Sie können geradezu „verbeult" aussehen.

Ueber die Antipodenverhältnisse konnte ich erst nach langen Bemühungen zu einer gesicherten Auffassung gelangen. Daß der Antipodenapparat nicht in allen Fällen gleichmäßig ausgebildet sein würde, ließ bereits das Studium des vierkernigen Embryosackes mit seinem so verschieden ausgebildeten vierten Kern erwarten. Auch die Literaturangaben über die Antipoden bei HOFMEISTER und STENAR waren einander direkt widersprechend. Ich zitiere STENAR (1925, 139): „In dem chalazalen Teil befinden sich vier Kerne, von denen drei sehr klein sind. Der große von den vier Kernen ist der untere Polkern, die drei kleinen repräsentieren die Antipoden. Es tritt sicher niemals Zellbildung in dem chalazalen Teil des Sackes ein. Die drei Antipodenkerne

besitzen nämlich eine sehr kurze Lebensdauer. Ich habe sie in der Tat nur in ein paar Embryosäcken gesehen, obgleich ich sehr große Mühe aufgewandt habe„ sie zu erhalten. Um so eigentümlicher ist die Angabe HOFMEISTERS (1858, 94) über Limnanthes Douglasii: „Die Gegenfüßlerzellen sind stets vorhanden und gleich den Keimbläschen von erheblicher Größe.“ Diese Behauptung ist gänzlich unrichtig.“ Später schreibt STENAR: „Von den ephemeren Antipodenkernen ist im fertigen Embryosack nichts zu sehen.“ (1925, 141). In meinen Figuren 3a, 3b und $3c_2$ sind im unteren Teile des Embryosackes Kerne zu erkennen. Wirklich eindeutig ist nur das Bild bei Fig. 3b. Der obere der beiden chalazalen Kerne des vierkernigen Embryosackes hat hier den unteren Pol- und einen Antipodenkern gebildet, und der untere chalazale Tetradenkern hat durch Teilung zwei weitere Antipodenkerne geliefert. Diese drei Antipoden dürften den bei STENAR abgebildeten Kernen entsprechen und spätestens zu Beginn der Endospermkernteilungen verschwunden sein. In Fig. 3a liegt chalazal nur eine Teilungsspindel. Diese Tatsache kann ich nur so erklären, daß der grundständige Tetradenkern schon vorher aufgelöst wurde, während sein Schwesterkern den unteren Polkern und einen Antipodenkern bildete. Wahrscheinlich verhalten sich diese beiden Embryosackkerne so, wie es Fig. $3c_2$ zeigt. Es liegt aber durchaus im Bereiche der Möglichkeit, daß es sich in Fig. $3c_2$ gar nicht um einen seiner Bildung nach „echten“ Polkern und „echten“ Antipodenkern handelt, d. h. daß die beiden Kerne nicht durch Teilung eines Tetradenkernes entstanden sind. Wenn ich schon auf Grund meiner Präparate zu der Ansicht kommen muß, daß in manchen Fällen der unterste Kern des Vierstadiums infolge weitgehender Reduktion nicht mehr zur Teilung befähigt ist, dann werde ich weiter folgern dürfen, daß gelegentlich sogar der andere chalazale Tetradenkern, der ebenfalls öfter nur dürftig ausgebildet ist, seine Teilungsfähigkeit verlieren kann. So könnten also auch in Fig. $3c_2$ die beiden grundständigen Kerne den zwei chalazalen Kernen des Vierkernstadiums direkt homolog sein. In älteren Embryosäcken lassen sich Antipoden, wie auch STE-

NAR hervorhebt, nur selten mit Sicherheit nachweisen. Die Beobachtung wird durch in Auflösung befindliche Integumentzellen beeinträchtigt. Oft kann nicht entschieden werden, ob die ein, zwei oder drei kleinen kernartigen Gebilde, die sich am Grunde des Embryosackes finden, als ephemere Antipoden- oder degenerierende Kerne von Integumentzellen aufzufassen sind. Wesentlicher erscheint die Feststellung, daß, entgegen STENARS Meinung, in der Antipodenregion Wandbildung durchgeführt werden kann. Die Antipodenkerne sind dann etwas größer und scheinen auch lebensfähiger zu sein. Ein Beispiel für derartige Antipodenentwicklung habe ich in die schematische Darstellung der Embryosackentwicklung von Limnanthes Douglasii aufgenommen. Ueberraschend war schließlich der Befund in sechs Fällen unter den insgesamt 414 genau untersuchten „achtkernigen" Embryosäcken. Hier fand ich große und gut ausgebildete Antipodenzellen vom Typ der Fig. 3f. In einem dieser Embryosäcke war bereits ein mehrzelliger Embryo vorhanden.

Pollenschläuche konnte ich genau so wenig wie STENAR beobachten. Die von STENAR (1925, 142) erwähnten „zarten, stark lichtbrechenden Schläuche" im Griffelkanal konnte ich zwar auch sehr oft wahrnehmen und in einer Synergide feststellen, ohne daß ich jedoch Spermakerne hätte auffinden können. Das Endosperm ist im allgemeinen bereits 16kernig, wenn sich die erste Embryonalteilung vollzieht. Einmal fand ich einen Embryosack mit zweizelligem Embryo, in dem die beiden Polkerne unverschmolzen nebeneinander lagen. Die Angaben GUIGNARDS (1893, 307) und STENARS (1925, 143) über die Endospermentwicklung kann ich in jeder Weise bestätigen. Zellbildung tritt nie ein. In späteren Stufen der Embryoentwicklung liegen die Endospermkerne um den Embryo und die eine, längere Zeit persistierende Synergide etwas gehäuft. Ueber die Embryobildung bei Limnanthes Douglasii liegen in der Literatur keine genaueren Angaben vor. Sicher bekannt ist nur, daß ein langer Suspensor ausgebildet wird. (1893, 56). Ich gewann jedoch den Eindruck, daß Anzahl und Länge der Suspensorzellen sehr ver-

schieden ausfallen können und von den jeweiligen Raum- und Ernährungsbedingungen in dem betreffenden Embryosack abhängig zu sein scheinen.

Es sei mir gestattet, die Besprechung der eigentlichen Embryosackentwicklung von Limnanthes Douglasii mit einer theoretischen Erörterung zu beschließen. Gibt es eine Möglichkeit, die von einander abweichenden Ansichten HOFMEISTERS (1858) und STENARS (1925) über die Antipodenausbildung bei Limnanthes Douglasii mit meinen eigenen Beobachtungen in Uebereinstimmung zu bringen? Nach HOFMEISTER sind die Gegenfüßlerzellen stets vorhanden und sind von erheblicher Größe; diese Angabe ist nach STENAR „gänzlich unrichtig", da die Antipoden immer ephemer seien und Wandbildung niemals stattfände. Das von mir untersuchte Material bietet gewissermaßen eine Auslese von Entwicklungsmöglichkeiten: 1. Es werden weniger als drei Antipodenkerne gebildet. 2. Meist werden zwar drei Antipodenkerne gebildet, sie gehen jedoch bald wieder zu Grunde. 3. Die Antipodenkerne sind kräftiger entwickelt. Es kommt zur Wandbildung. 4. Es treten in etwa 1% der untersuchten Fälle drei Antipodenzellen von erheblicher Größe auf, die ausdauernd sind. — Ich nehme nun an, daß die Beobachtungen HOFMEISTERS und STENARS einwandfrei sind, daß jedoch beide Autoren ihre Ergebnisse zu Unrecht als allgemeingültig betrachteten. Leider findet sich bei beiden Autoren keine Angabe über die Menge des untersuchten Materials, auf das die Aussagen gestützt werden können. Es entspricht ja der Wahrscheinlichkeit, daß ein Forscher, der nur verhältnismäßig wenig Exemplare seines Studienobjektes untersucht, nur die am häufigsten auftretenden Formen zu Gesicht bekommt. Sollte ich also recht haben mit meiner Vermutung, daß meine Vorgänger eine geringere Zahl von Beobachtungen durchgeführt haben, so ergäbe sich daraus eine interessante Folgerung. HOFMEISTER hätte demnach als häufigsten Typ der Antipoden bei Limnanthes drei große Zellen gefunden, während STENAR als häufigste Form drei ephemere Kerne sah. Läßt diese Erklärung vielleicht den Schluß

zu, daß sich die Norm der Antipodenausgestaltung von Limnanthes Douglasii seit HOFMEISTERS Untersuchungen aus der Zeit vor 1858 bis zur heutigen Zeit vom ausgeprägten Zelltyp bis zur Form degenerierender Kerne verschoben hat? Um den Gedanken noch klarer herauszustellen, möchte ich sagen: „Die Embryosackentwicklung von Limnanthes Douglasii zeigt die Tendenz, die Antipoden bis zum völligen Schwund rückzubilden." Das würde gleichzeitig bedeuten, daß die Entwicklungsweise des Embryosackes bei Limnanthes sich nicht oder noch nicht auf ein bestimmtes, für jeden Einzelfall gültiges Schema eingestellt hat. In diesem Zusammenhang weise ich nochmals auf die Verhältnisse hin, die im Stadium der Zwei- und Vierkernigkeit der Anlage gefunden werden. Die Kerngröße ist hier keineswegs konstant, und besonders auffällig erscheint diese Tatsache bei einem Vergleich der chalazalen Kerne mit den mikropylaren. Bei der großen Mehrzahl der Individuen sind hier die chalazalen Kerne und vor allem der vierte Tetradenkern, bedeutend kleiner als die mikropylaren Kerne. Es ist also schon in früheren Stadien eine Benachteiligung der unteren Embryosackhälfte eingetreten. Diesem Umstand muß meines Erachtens bei einem so wesentlichen und immer nur wenige Kerne enthaltenden Entwicklungsabschnitt, wie ihn der Embryosack der Angiospermen darstellt, erhöhte Bedeutung beigemessen werden. Embryosäcke, die in reifem Zustand keine gleichbleibende Ausbildung der acht einzelnen Bestandteile aufweisen, sind wohl als phylogenetisch abgeleitet zu betrachten. Ein solcher Zustand, wie er ja durch Limnanthes Douglasii verkörpert wird, liegt im Sinn der allgemeinen stammesgeschichtlichen Entwicklung. Vergleichende Betrachtung des weiblichen Gametophyten bei Archegoniaten und Phanerogamen läßt eine fortschreitende Verminderung der Zellen- und damit Kernanzahl erkennen. Darin erblicke ich die Tendenz, mit möglichst wenig Teilungsschritten und geringstem Aufwand eine befruchtungsfähige Eizelle zu bilden. Dieses Ziel wird im Angiospermenembryosack um so eher erreicht werden, wenn die Ausbildung solcher Zellen, die für das Funktionieren

des Eiapparates von untergeordneter Bedeutung erscheinen, unterbleibt. Gerade die Antipoden dürften bei den meisten Blütenpflanzen einen geringeren Wert haben als die anderen Teile des Embryosackes. Bei der Mehrzahl der untersuchten Arten werden sie als „klein und bald degenerierend" geschildert (SCHNARF 1929, 140—159). Wenn man auch, wie häufig geschieht, den Antipoden irgendeine Bedeutung für die Ernährung des Embryosackes zuerkennen will, so spricht nichts dagegen, daß eine solche Funktion in gewissen Fällen auch von anderen Zellen übernommen werden könnte. Daher möchte ich auch der Meinung SCHNARFS über die so stark entwickelten Synergiden von Limnanthes beipflichten: „Es liegt nahe, diesen Synergiden eine ähnliche Rolle zuzuerkennen, wie sie von den zahlreichen Autoren den hypertrophischen Antipoden zugeschrieben wird." (1929, 139).

C) Anomale Erscheinungen.

Wie meine oben geschilderten Untersuchungen ergaben, verläuft die Embryosackentwicklung bei Limnanthes Douglasii nicht in allen Fällen völlig gleichartig. Auch abgesehen von der ungleichmäßigen Ausbildung der chalazalen Region im Embryosack fand ich eine relativ große Anzahl von Blüten, die in ihrem Gynäzeum Abweichungen von der Norm aufwiesen.

Nur selten waren in reifem Zustand fünf gleich große Nüßchen in einer Blüte vorhanden. Oft waren ein, zwei oder sogar drei Karpelle merklich kleiner geblieben als die restlichen Fruchtblätter, ohne jedoch in der Keimfähigkeit nachzustehen. Bisweilen war die Entwicklung eines Fruchtblattes schon in jüngeren Stadien zum Stillstand gekommen. Das betreffende Karpell sah dann klein und gleichsam zusammengeschrumpft aus. Während der Fertigstellung dieser Arbeit setzte ich 80 Nüßchen zur Keimung an und fand darunter zwei, die nicht keimten. Sie unterschieden sich äußerlich in keiner Weise von dem übrigen Material, enthielten jedoch, wie ich durch Rasiermesserschnitte feststellte, statt eines normalen Embryo einen entsprechend großen Hohlraum. Die Frage, ob bei Limnanthes Douglasii

gelegentlich Parthenokarpie vorkommen kann, habe ich nicht weiter verfolgt. Von größerem Interesse dürfte die Feststellung sein, daß nach meinen mikroskopischen Befunden bei 20 % der untersuchten Blüten die Möglichkeit der Ausbildung von mehr als fünf Embryonen bestand. Diese Tendenz kommt in verschiedenster Weise zum Ausdruck. Entweder werden sechs oder mehr Karpelle ausgebildet, oder ein Integument umschließt zwei voneinander getrennte Nuzelli, oder auch im gleichen Nuzellus werden zwei Embryosäcke entwickelt. Die erwähnten Möglichkeiten, die sich bei rein anatomischer Betrachtungsweise zwar zu einer durch Uebergänge verbundenen Reihe anordnen ließen, aber vom phylogenetischen Gesichtspunkt verschieden bewertet werden mögen, will ich nur an einigen typischen Fällen eingehender besprechen.

In der Botanischen Zeitung vom Jahre 1871 findet sich ein kurzer Bericht über die Verhandlungen der botanischen Section bei der 44. Versammlung deutscher Naturforscher zu Rostock. Demnach erwähnte dort ROEPER bei Limnanthes Douglasii „eines abnorm auftretenden inneren Fruchtwirtels, welcher nicht immer die Fünfzahl erreicht und mit dem äußeren Wirtel alterniert. Dabei zeigt die Blume anscheinend nur einen Griffel, der jedoch röhrenförmig fünf andere, in der Regel freie Griffel einschließt.“ Wenn ich auch nie einen vollständigen „inneren Fruchtwirtel“ beobachten konnte, so sah ich doch gelegentlich sechs und manchmal auch mehr Karpelle in einer Blüte. Meine mikroskopischen Präparate zeigen, daß die Anlage überzähliger Fruchtblätter einmal direkt aus dem Blütenboden, zum anderen aber auch aus dem Grunde eines sonst normalen Fruchtblattes erfolgen kann. Wie solche Neubildungen aussehen, mag aus Zeichnung 3 des Schemas und Fig. 4d und 4e hervorgehen. Entwickeln sich überzählige Karpelle direkt aus dem Blütenboden, so erfolgt ihre Anlage zu einem recht frühen Zeitpunkt im Wachstum der ganzen Blüte, wahrscheinlich kaum später als die der regulären Fruchtblätter. Ein so entstandenes Fruchtblatt läßt sich meist nur durch seine relative Lage zu den Staubblättern erkennen. In ihm erfolgt auch die Embryosackentwicklung gleichzeitig mit den

übrigen Anlagen, so daß genau so viel keimfähige Früchte entstehen wie Fruchtblätter angelegt waren. Anders verhalten sich die Neubildungen, die in späteren Entwicklungsstadien des Gynäzeums aus dem Grunde eines schon bestehenden Fruchtblattes durch Umdifferenzierung des Gewebes hervorgehen. Derartige Anlagen sind anscheinend nicht im Stande, einen fertigen Embryosack hervorzubringen. Ich konnte meist nur das Auftreten von Archesporzellen bemerken, während ich in einem Fall in einer solchen Neuanlage neben mehreren Archesporzellen zwei Zellen mit Kernen im Synapsisstadium fand. In letzterem Fall hatte sich der eigentliche Embryosack des betreffenden Fruchtblattes schon bis zum befruchtungsfähigen Zustand entwickelt.

Aus Fig. 4c wird ersichtlich, daß innerhalb des gleichen Integumentes zwei Nuzelli auftreten können. Ein ähnliches Bild bietet Zeichnung 2 des Schemas (Tafel 5). Hier verläuft die Mikropyle des anomalen Embryosackes horizontal. Auch andere Anordnungen kommen vor. So kann die Mikropyle der überzähligen Anlage in die eigentliche Mikropyle münden. In allen Präparaten mit doppeltem Nuzellus innerhalb eines Integumentes machten die Embryosäcke einen durchaus normalen Eindruck und waren in der Entwicklung fast immer gleich weit fortgeschritten.

An dieser Stelle möchte ich nochmals auf die „potentiellen" Archesporzellen zurückkommen. Im Anfang meiner Ausführungen betonte ich bereits, daß entgegen STENARS Annahme (1925, 135) sich sehr wohl auch eine zweite Nuzelluszelle zu einem Embryosack entwickeln kann. So fand ich in acht Präparaten zwei nahe benachbarte Embryosäcke, die Zellen des gleichen Nuzellus entstammen mußten. Letztere Behauptung ist natürlich nur dann einwandfrei bewiesen, wenn noch keine stärkere Rückbildung des Nuzellusgewebes stattgefunden hat, d. h. wenn die beiden Embryosäcke sich noch in den Anfangsstadien der Entwicklung befinden. In sechs der erwähnten Präparate hatten die beiden Embryosäcke bereits den Eiapparat ausgebildet, so daß ich nur aus ihrer engen Nachbarschaft auf ihren Ursprung aus dem gleichen Nuzellus schließen konnte. Ich erachte es für bemerkenswert,

daß in diesen Fällen die beiden Embryosäcke immer deutlich durch eine Wand von einander getrennt waren. Ein Präparat zeigte, daß solche zur Weiterentwicklung befähigte Archesporzellen nicht direkte Nachbarzellen zu sein brauchen. Zwei Zellen, deren Kerne sich im Synapsisstadium befanden, waren durch eine gewöhnliche potentielle Archesporzelle getrennt.

Schließlich möchte ich noch einige Funde erwähnen, für die ich leider keine sichere Erklärung geben kann. Die Figuren 4a und $4b_1$—b_4 geben die Präparate wieder, die von dieser Gruppe noch am klarsten erkenntlich sind. Die Fig. 4a zeigt den oberen Teil eines reifen Embryosackes. Am Chalazalende war keine Spur von Antipoden zu bemerken. Mikropylar erscheinen statt der normal zu erwartenden fünf Kerne bezw. Zellen (Eizelle, zwei Synergiden, zwei Polkerne) neun Kerne, von denen sieben in deutlich abgegrenzten Zellen liegen. Die vier am höchsten gelegenen Zellen haben Synergidencharakter, zwei tiefer gelegene Zellen machen ganz den Eindruck von Eizellen, und die beiden Kerne unten links sehen aus wie verschmelzende Polkerne einer normalen Anlage. Völlig rätselhaft ist die Bedeutung der durch die Eizellen verdeckten Zelle mit dem verhältnismäßig großen Kern. Man könnte zunächst versucht sein, das Ganze als zwei Embryosäcke zu erklären, die aus benachbarten Archesporzellen hervorgegangen seien. Gegen diese Deutung erheben sich jedoch stärkste Bedenken. Einem Embryosack würden dann doch die Polkerne fehlen. Die Annahme, daß der rätselhafte Kern das Verschmelzungsprodukt dieser Polkerne wäre, muß meines Erachtens ausscheiden, da er deutlich in einer Zelle gelegen ist und ich auch bei der großen Zahl der normalen Embryosäcke niemals zu einem einheitlichen Körper verschmolzene Polkerne finden konnte. In den Fällen, wo zwei Embryosäcke aus benachbarten Archesporzellen hervorgegangen waren, wiesen die beiden Embryosäcke immer eine verschiedene Orientierung derart auf, daß ihre ideellen Längsachsen einen mehr oder weniger spitzen Winkel miteinander bildeten. Und schließlich würde in vorliegendem Fall auch die Trennungswand zu vermissen sein, die sich immer bei Dop-

pelanlagen des gleichen Nuzellus zeigte. Ein ähnliches Bild bietet die Querschnittserie von Fig. $4b_1$—b_4. In b_1 und teils noch in b_2 sind vier Zellen sichtbar, die nach ihrer Kernstruktur als Synergiden aufgefaßt werden müßten. Die in b_2 und b_3 abgebildeten Kerne könnten für Eizellkerne gehalten werden. Die beiden Kerne in b_4 sind sicher mit Polkernen identisch. Auch hier versagt jede Erklärung für das Zustandekommen einer solchen Anlage. Persönlich neige ich zu der Ansicht, daß sich in der mikropylaren Hälfte des Embryosackes nach dem dritten Teilungsschritt eine weitere Teilung vollzogen haben könnte. Dabei bin ich mir völlig der Schwierigkeiten einer solchen Auslegung bewußt, die natürlich erst dann beweisbar wäre, wenn sich solche Teilungsstadien finden ließen. Meines Wissens ist auch in der bisherigen Literatur über Embryosackentwicklung keine solche eigentümliche Vermehrung des Eiapparates geschildert worden. Für Limnanthes Douglasii gibt STENAR einen andersartigen Fall abnormer

Verschiedene Keimungsstadien. Ein Nüßchen (×) mit zwei Embryonen. Vergr. ca. 2¾ ×.

Entwicklung an, „in dem alle Zellen im Eiapparat einander glichen". (1925, 142).

Die übrigen Blütenteile von Limnanthes scheinen in ihrer Ausbildung viel konstanter zu sein. Ganz vereinzelt fand ich Abweichungen von der Norm. Eine Blüte enthielt sechs Kelchblätter, sechs Kronblätter, zehn normale Staubblätter und sechs Fruchtblätter. In Fig. 4e sind neben neun Fruchtblättern nur neun Staubblätter ausgebildet. Ein einziges Mal waren in einer Blüte zehn Karpelle angelegt, die teilweise Verwachsung mit Antheren aufwiesen.

Die Abbildung auf Seite 24 gibt außer Keimungsstadien normaler Nüßchen eine Frucht mit zwei Embryonen wieder. Dieser Fall von Polyembryonie kann nach meinen oben geschilderten Beobachtungen natürlich auf verschiedene Weise zustande gekommen sein.

D) Zusammenstellung des untersuchten Materials.

Bei Objekten, wie Limnanthes Douglasii, die in ihrem Entwicklungsgang starke individuelle Verschiedenheiten aufweisen, halte ich es für notwendig, eine zahlenmäßige Uebersicht des untersuchten Materials zu geben. Sie tritt, ergänzt durch eine schematische Zusammenstellung aller möglichen Entwicklungsstadien, an Stelle der sonst üblichen Zusammenfassung der gewonnenen Ergebnisse. Bei Nachuntersuchungen wird ja auch der Vergleich mit den vorhergehenden Bearbeitungen erleichtert, wenn sich nachprüfen läßt, durch wieviel Einzelbeobachtungen irgendwelche Mitteilungen gestützt werden. Diese Tatsache wurde mir selbst bewußt bei dem Versuch, HOFMEISTERS (1858) und STENARS (1925) Angaben über Limnanthes Douglasii mit meinen eigenen in Uebereinstimmung zu bringen. Für die folgende Uebersicht und als Grundlage meiner Arbeit habe ich aus der Gesamtheit des bearbeiteten Materials natürlich nur die Präparate ausgewählt, die infolge einwandfreier Fixierung, Schnittführung und Färbung auch eine einwandfreie mikroskopische Beobachtung ermöglichten. Da makroskopische Beobachtungen nur

zufällig gemacht wurden, sind sie in der Zusammenstellung nicht berücksichtigt worden.

Insgesamt wurden untersucht ungefähr 220 Blüten mit mehr als 1 000 Samenanlagen.

Unter den Längsschnitten befanden sich im Stadium:

Erste Fruchtblattanlage bis Synapsis	über 230
Diakinese	„ 90
Embryosack zweikernig	111
Embryosack vierkernig	27
Embryosack „achtkernig" mit noch entfernt liegenden Polkernen	54
Embryosack befruchtungsreif	360
Embryoentwicklung	80
Querschnitte aller Entwicklungsstufen	ca. 100

46 dieser Blüten zeigten eine ungewöhnliche Ausbildung folgender Art:

Sechs Karpelle	18×
Sieben Karpelle	1×
Acht Karpelle	1×
Anlage überzähliger Karpelle am Grunde normaler Fruchtblätter	5×
Zwei Nuzelli im gleichen Integument	5×
Zwei Archesporzellen in Entwicklung	8×
Ueberzählige Zellen im reifen Embryosack (Eine Blüte zeigte diese Erscheinung zweimal)	18×.

Die Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität zu Marburg (Lahn) ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Claussen, der mich auf dieses interessante Gebiet aufmerksam machte, bin ich dafür sowie für die stets fördernde Anteilnahme an meiner Arbeit zu großem Danke verpflichtet.

Literatur.

STENAR (1925) gibt ein ausführliches Literaturverzeichnis mit besonderer Berücksichtigung der Arbeiten, die sich mit der systematischen Stellung der Limnanthaceae befassen. Ich gebe nur die Abhandlungen an, die zu dem engeren Gebiet meiner eigenen Untersuchungen Beziehung haben. Bei STENAR nicht verzeichnete Arbeiten sind mit * gekennzeichnet.

BAILLON, H.: Histoire des Plantes **5,** 20—22, Fig. 50—51, Paris (1874). — *BOTANISCHE ZEITUNG **29,** 742, Leipzig (1871). — GUIGNARD, L.: Recherches sur le developpment de la graine et en particulier du tégument séminal. Journ. de Bot. **7,** 307, Paris (1893). — HOFMEISTER, W.: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jb. f. wiss. Bot. **1,** 94 Berlin (1858). — PAYER, J. B.: Traité d'organogénie comparée de la fleur, 51—53, Tafel 10, Abb. 16—32, Paris (1857). — *PODDUBNAJA-ARNOLDI, W.: Der Charakter und die Ursachen der Sterilität bei Scorzonera tau-saghys Lipsch. et Bosse. B. B. C., **53 A 2,** 309—339, Dresden (1935). — SCHLEIDEN, M. J.: Über Bildung des Eichens und Entstehung des Embryo bei den Phanerogamen. Nova Acta A. C. L. **19, 1,** 56, Tafel 8, Fig. 128—130, Breslau und Bonn (1839). — *SCHNARF, K.: Embryologie der Angiospermen. Handb. d. Pflanzenanatomie von K. Linsbauer, **2, 2,** Berlin (1929). — STENAR, H.: Embryologische und zytologische Studien über Limnanthes Douglasii R. Br. Svensk Bot. Tidskr. **19, 2,** 133—152, Abb. 1—5. Uppsala (1925).

Figurenerklärung.

Tafel 1. a—c Entwicklung des Gynäzeums. d Nuzellus mit der Embryosackmutterzelle, deren Kern sich in Synapsis befindet, und mehrere potentielle Archesporzellen. e Nuzellus mit der Embryosackmutterzelle; ihr Kern in Diakinese. — A = Nuzellusanlage mit Archesporzellen, F = Fruchtblatt, Fu = Funikulus mit Gefäßbündel, G = Teile des Griffels, I = Integument, M = Mikropyle, N = Narbenschenkel, Nu = Nuzellus mit Embryosackmutterzellkern in Diakinese. — Vergr. a—c ca. 90 ×; d und e ca. 1 000 ×; f ca. 1 400 ×.

Tafel 2. a Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. b Zweikerniger Embryosack mit dem Rest eines weiteren Kerns (×). c Scheinbar dreikerniger Embryosack. Der dritte Kern entspricht dem × in Fig. 2 b. d—g Vierkernige Embryosäcke mit verschieden großen Kernen. — Vergr. ca. 1 000 ×.

Tafel 3. a Junger achtkerniger Embryosack. b und c Junge unvollständige, nur sechskernige Embryosäcke. d Eiapparat mit Polkernen aus einem reifen Embryosack. e Junge Synergiden mit Vakuolen. f Ausnahmsweise stark entwickelte Antipoden. A, A′, A′′ = Antipodenkerne, E = Eikern, P = oberer, P′ = unterer Polkern, S, S′ = Synergidenkerne, — Vergr. ca. 1 000 ×.

Tafel 4. Abnorme Fälle der Entwicklung a und b_1—b_4 Anscheinend Vermehrung der Embryosackbestandteile (b_1—b_4 Querschnittserie). c Zwei Nuzelli im gleichen Integument. d Sieben Fruchtblätter mit zehn normalen Staubblättern. e Neun Fruchtblätter mit neun Staubblättern, deren Antheren abgeschnitten wurden. — Vergr. a und b ca. 500 ×; c ca. 65 ×; e ca. 6 ×.

Tafel 5. Schematische Darstellung aller möglichen Entwicklungsstadien des Fruchtblattes von Limnanthes Douglasii R. BR.

Lebenslauf.

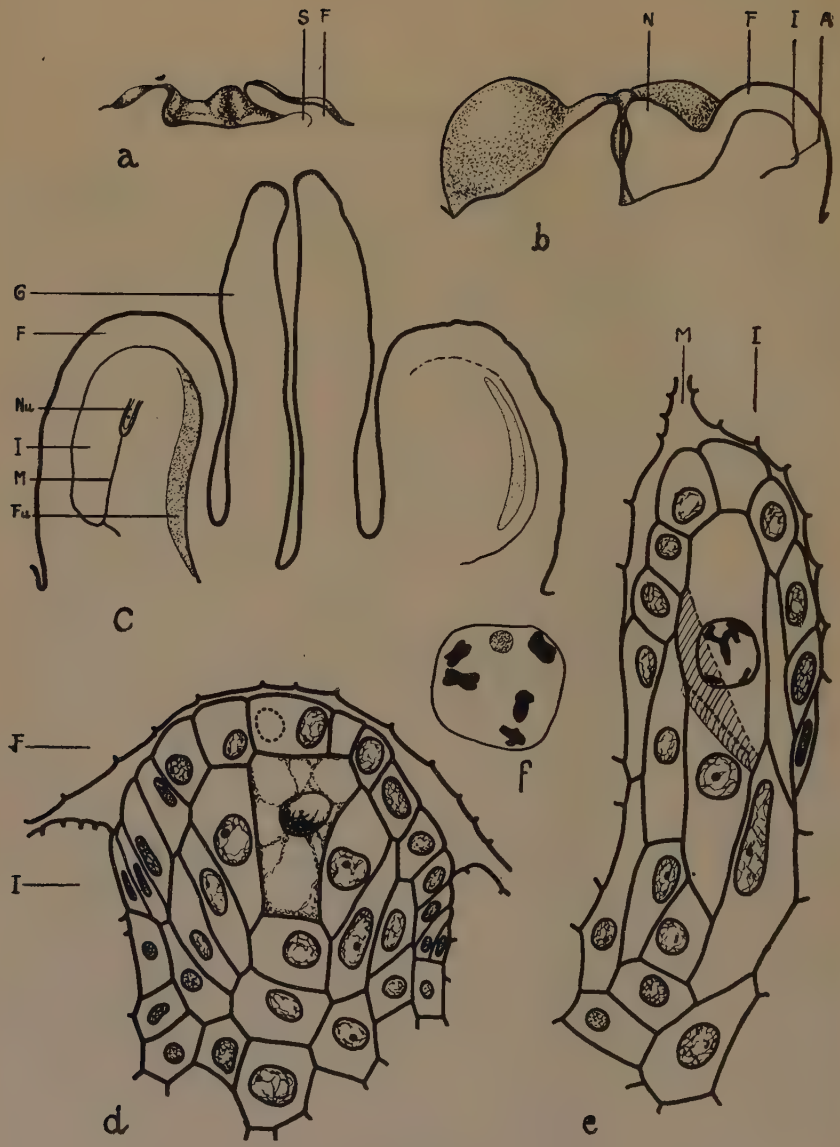
Am 21. Januar 1909 wurde ich, Georg Eysel, als Sohn des damaligen Volksschullehrers und späteren Berufsschuldirektors Karl Eysel und seiner Ehefrau Christine, geb. Schott, in Marburg (Lahn) geboren. Ich besitze die deutsche Reichsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1915 bis Ostern 1918 besuchte ich die Bürgerschule Süd zu Marburg (Lahn). Ostern 1918 wurde ich in das Gymnasium Philippinum zu Marburg (Lahn) aufgenommen, wo ich Ostern 1927 die Reifeprüfung bestand.

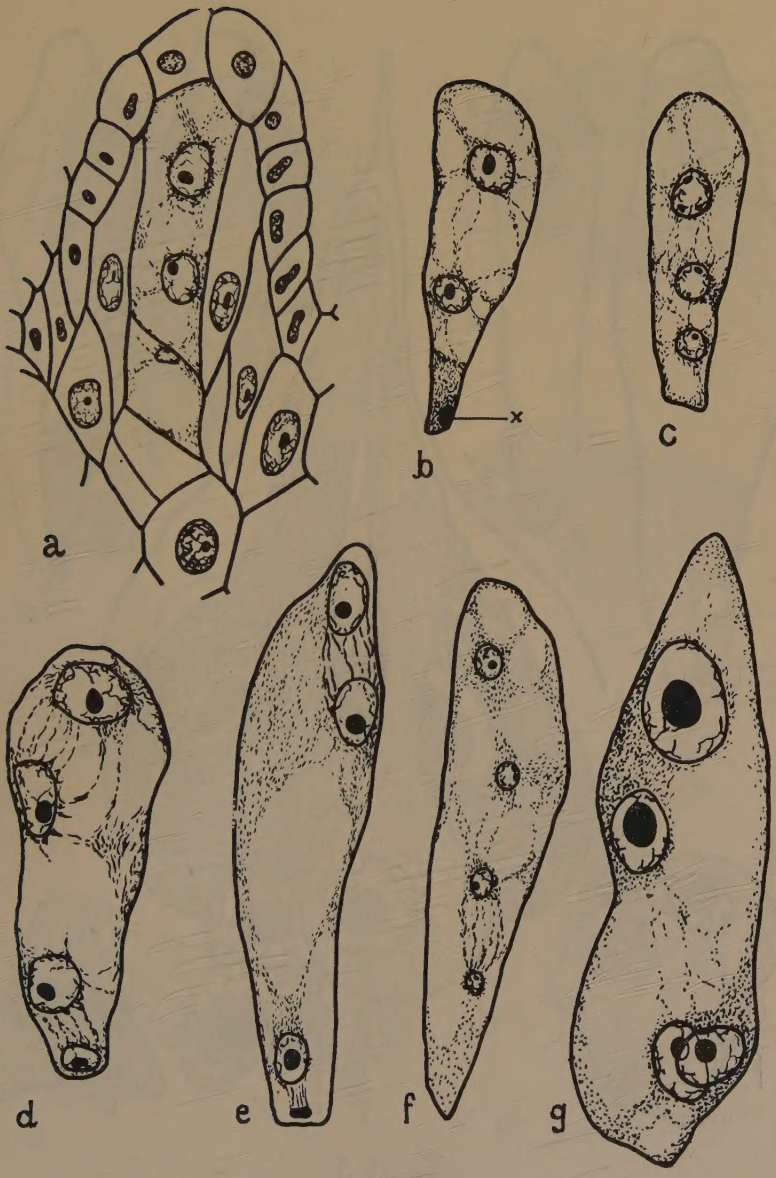
Im Sommersemester 1927 ließ ich mich in die juristische Fakultät der Universität zu Marburg (Lahn) einschreiben. Seit dem Wintersemester 1929/30 widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften, besonders der Biologie. Das Wintersemester 1930—31 verbrachte ich an der Universität zu Berlin und kehrte im folgenden Sommer wieder nach Marburg zurück. Vom Wintersemester 1934/35 ab bin ich auch in der medizinischen Fakultät eingeschrieben. Die medizinische Vorprüfung bestand ich am Ende des Wintersemesters 1935/36. Das Rigorosum bestand ich am 11. November 1936.

In der philosophischen Fakultät waren meine Lehrer die Herren Professoren und Privatdozenten: Alverdes, Claussen, Döpp, Geh. Rat Grüneisen, Jaeck, Jaensch, Mahnke, Mannhardt, Mattes, Meerwein, Mortensen, Nordhausen, Schlieper, Schultze-Jena, Strecker, Tomaschek, Wedekind in Marburg und Czaja, Dessoir, Diels, Fischer, Gilg, Hertwig, Hoetzch, Marcus, Penck, Rieffert, Schürhoff, Weißenberg, Zimmer in Berlin.

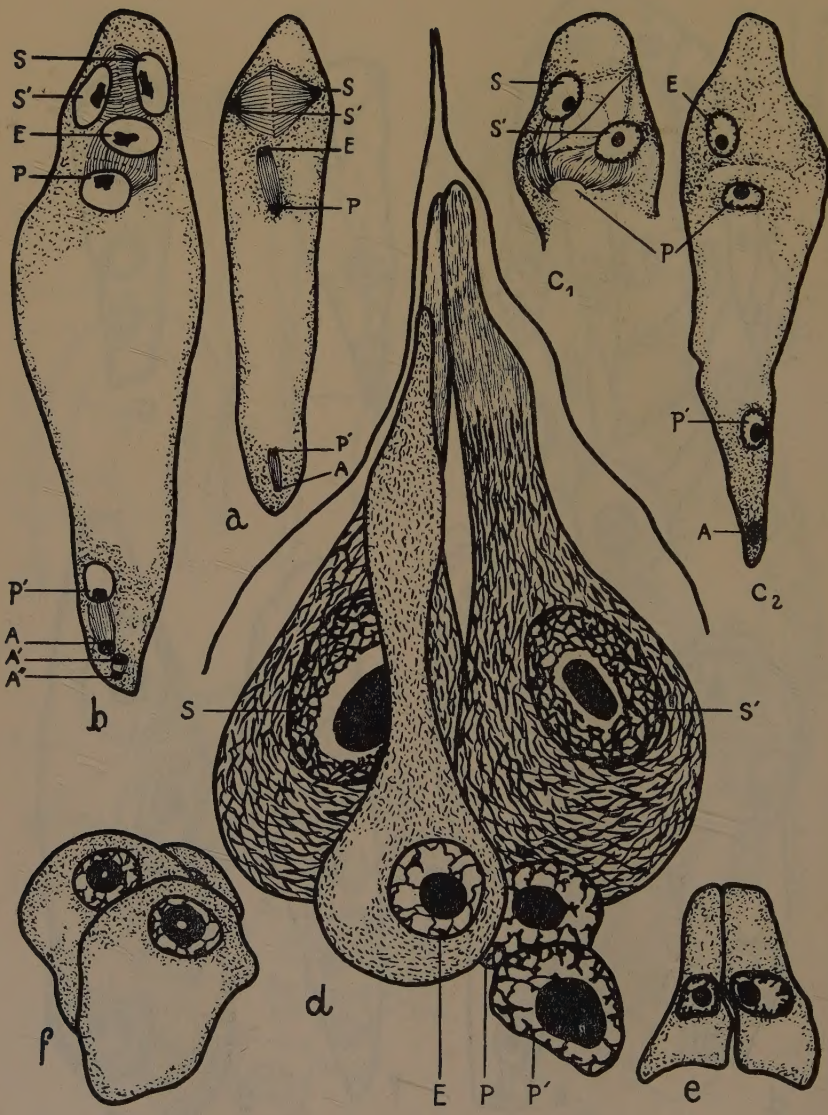
Ihnen allen bin ich für die Förderung meiner Ausbildung zu aufrichtigem Danke verpflichtet.



Tafel 1

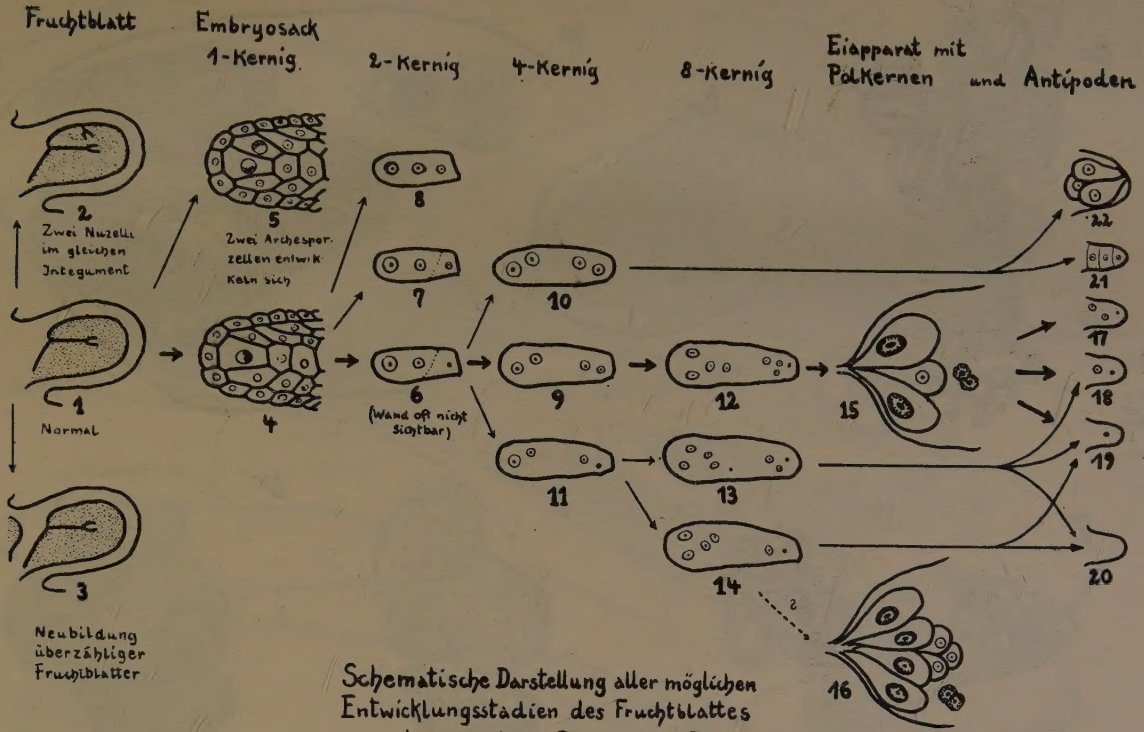


Tafel 2



Tafel 3

Tafel 4



Schematische Darstellung aller möglichen Entwicklungsstadien des Fruchtblattes von Limnanthes Douglasii R. Br.

Tafel 5